Aula 5

ESPÉCIE E ESPECIAÇÃO

META

Discutir o conceito de Espécie e os mecanismos que levam a sua formação.

OBJETIVOS

Ao final desta aula, o aluno deverá:

Compreender a importância do conceito de Espécie para a diversidade dentro e entre populações naturais;

Entender os mecanismos que levam a especiação;

PRÉ-REQUISITO

Antes de iniciar o capítulo, reveja o capítulo 3 (Fatores evolutivos)

Silmara de Moraes Pantaleão

INTRODUÇÃO

A definição de Espécie e dos mecanismos que a originam é um dos pilares da Biologia. Por que a definição de Espécie é tão importante? Ela explica as diferenças entre os membros de uma população e entre populações, permite a compreensão dos mecanismos que diferenciam as populações e a razão pelas quais populações diferentes não são compatíveis.

Como veremos, mesmo com a aceitação e comprovação da existência real de espécies, a diversidade de formas de vida- baleias, bactérias, vírus, Homem - nos mostra que cada historia evolutiva é única e que os conceitos não se encaixam em todas.

A diversidade biológica de determinada espécie é o conjunto de características morfológicas e fisiológicas que a torna capaz de responder às mudanças ambientais. Hoje nós sabemos que essa diversidade é originada pelos diferentes conjuntos de alelos estocados nos diferentes indivíduos de uma espécie. Assim, quanto mais diversificada for uma população, maior a variabilidade de respostas ás mudanças ambientais. Para que os indivíduos acumulem diferenças e se diferenciem de outra população deve haver interrupção de fluxo gênico entre elas.

Mas, como veremos, mesmo com o acúmulo de diferenças entre duas populações, há vários níveis de diferenciação entre elas, que pode dificultar a aplicação do conceito de espécie.

DE ONDE VEM O CONCEITO DE ESPÉCIE BIOLÓGICA?

Ao estudarmos uma população, nosso primeiro impulso é encontrar semelhanças ou diferenças entre os indivíduos. Desde os primeiros estudos da natureza, o primeiro impulso humano foi o de classificar e nomear os indivíduos de acordo com suas características mais marcantes. Segundo Mayr (2006), há quatro conceitos de espécie:

CONCEITO TIPOLÓGICO:

Esse conceito baseia-se na filosofia platônica de forma ideal (*εἶδος*), onde cada ser vivo representava uma imitação imperfeita da essência eterna e imutável; este é conhecido como "Essencialismo". A teologia cristã adotou esse conceito, atribuindo a Deus a posse dessa essência, assim como a origem e criação de todas as formas de vida existentes (Criacionismo). Sendo Deus perfeito, as formas eram feitas à sua imagem e semelhança; as variações eram vistas como produto da imperfeição da Criação, mas não do Criador.

Para esta teoria as espécies eram compostas de "tipos naturais" ou "classes', sendo a espécie tipológica uma entidade que difere das outras por características diagnósticas constantes". Para Mayr (2006), 3 observações expõem a fragilidade desse conceito 1. considerar as formas variantes dentro da população como espécies; 2. Não considera a existência de espécies crípticas (são indistinguíveis morfologicamente, embora não se cruzem na natureza); 3. A classificação baseada na aparência, considera populações locais com pequenas diferenças como espécies.

CONCEITO NOMINALISTA (OU TAXONÔMICO):

Por definição: '...espécies são classes definidas por um conjunto de características e representadas por um binômio em latim válido conforme o código de nomenclatura'. Segundo essa definição, portanto, as espécies são classes de indivíduos e a Espécie é uma classe de classes cuja única propriedade comum reside no nome. Segundo Davis & Heywood (1963): '...espécies são equivalentes apenas pela designação e não em virtude da natureza ou extensão de suas diferenciações evolutivas.'

Para Mayr (2006), este é um conceito subjetivo, pois o classificador determina quais características são combináveis dentro de uma espécie, sendo construções mentais arbitrárias.

CONCEITO EVOLUTIVO:

É o conceito utilizado por paleontólogos e definido por G.G Simpson (1961):

Uma espécie evolutiva é uma linhagem (uma sequência ancestral – descendente de populações) que está evoluindo separadamente das outras, com seu próprio papel e tendências evolutivas uniformes.

Para Mayr, essa definição não se aplica, pois se fosse verdadeira, todas as populações isolodas que "evoluem separadamente" deveriam ser reconhecidas como espécie.

CONCEITO BIOLÓGICO DE ESPECIE (CBE):

Este é baseado na observação de naturalistas, de modo que, em certa localidade, populações de espécies diferentes coexistem, mas não cruzam entre si. Segundo Mayr:

Espécies são grupos de populações naturais intercruzantes permanecendo reprodutivamente isoladas de outros grupos.

O CBE é amplamente aceito, à exceção dos outros, utilizados legitimamente em áreas especificas (tipológico para taxonomistas e evolutivo para paleontólogos) e é um fundamental em todas as disciplinas biológicas.

Espécies têm características biológicas diferentes e comparações dessas diferenças são essenciais para pesquisas em Biologia Molecular, Morfologia, Ecologia e outras.

Uma das premissas do CBE é a existência de reprodução sexuada. Essa é uma das limitações do conceito biológico, já que exclui espécies assexuadas e a existência de hibridação interespecífica. Como classificar uma espécie nesses grupos?

Nas espécies assexuadas a reprodução se dá por diferentes mecanismos; no caso dos fungos pela esporulação. No entanto, são classificados como espécie por características comuns, mesmo pequenas. Ex: *Aspergillus niger* é reconhecida como espécie por traços comuns a outras espécies de *Aspergillus*, além da coloração escura e tipo de esporos. O CBE então não se aplica aqui.

Outra premissa do CBE é a existência de barreiras reprodutivas entre populações. Quando cruzamentos interespecíficos geram híbridos férteis, como ocorre em vegetais, como classificar esses descendentes?

Com bactérias e vírus o CBE também mostra sua fragilidade: comparações de locos gênicos em bactérias mostram a existência de recombinação, ficando evidente que há fluxo gênico entre elas.

Então, pelas fragilidades do conceito biológico e a depender das características observadas, uma definição nunca engloba todas as variações ocorridas na natureza.

MAS COMO AS ESPÉCIES SE ORIGINAM?

Para Darwin, ao estudar os tordos-dos- remédios das Ilhas Galápagos, o isolamento geográfico foi o principal mecanismo de especiação, mesmo sendo difícil para ele explicar o mesmo em continentes.

Populações podem tornar-se geneticamente separadas porque elas são isoladas geográfica ou reprodutivamente, sofrendo pressões seletivas diferentes.

O isolamento geográfico não permitiria os cruzamentos interpopulacionais, devido à separação física; em um primeiro contato após a separação, os cruzamentos poderiam até ocorrer se as populações gerassem descendentes férteis. Em um segundo contato, os cruzamentos poderiam ser estéreis, pois as populações divergiriam geneticamente, ou se evitariam, pelas diferenças comportamentais acumuladas durante a separação.

O isolamento reprodutivo também pode se originar dentro das populações, quando diferenças comportamentais ou outras impeçam o cruzamento.

QUAL O PAPEL DO ISOLAMENTO GEOGRÁFICO NA ESPECIAÇÃO?

Para alguns estudiosos, a especiação pode acontecer por alopatria (populações diferentes, completamente isoladas espacialmente) ou por simpatria (subpopulações divergem, mesmo continuando a viver no mesmo local).
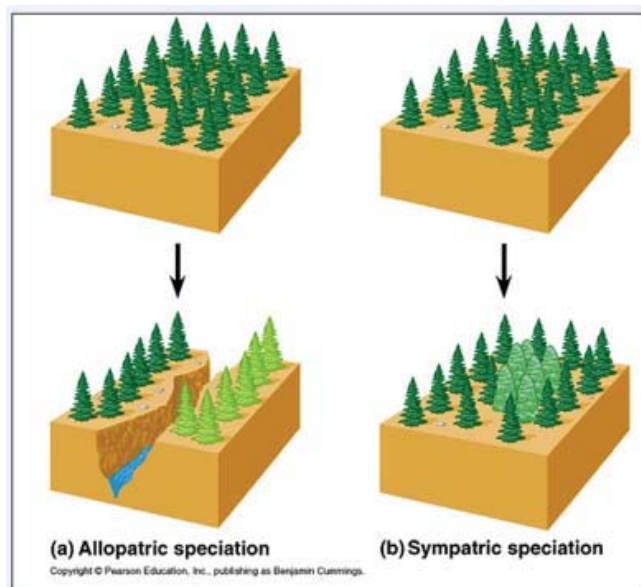
Figura 5.1 - Modelos de especiação Alopatrica e Simpátrica (Fonte: http://en.wikipedia.org).

Para Stearns e Hoekstra (2003) as observações da diversidade biológica revelam que:

1. Muitas espécies têm combinações únicas de características que as diferencia de outras. Se essas diferenças são de difícil detecção, as espécies envolvidas são, geralmente, relacionadas.
2. Praticamente todas as espécies são reprodutivamente isoladas umas das outras.

ESPECIAÇÃO ALOPÁTRICA

No modelo alopátrico de especiação (Mayr, 1963), quando 2 populações se tornam geograficamente isoladas, seja causada por um evento geológico, migrações ou extinções locais, elas evoluem separadamente. Após certo tempo, suficiente para que acumulem diferenças genéticas, elas serão reprodutivamente isoladas. Se o isolamento é completo, a especiação ocorreu.

As barreiras podem ser geográficas ou ecológicas. Ex: ilhas, topos de montanhas, campos cercados por florestas e etc. O primeiro exemplo de Especiação Alopátrica foi dado por Darwin, com os tentilhões das Ilhas Galápagos: Essas ilhas, formadas há cerca de 5b.a., surgiram quando os vulcões emergiram do oceano e nunca estiveram ligadas ao continente.

Darwin encontrou treze espécies diferentes, diferenciadas pelo tipo de bico especializados para diferentes tipos de alimentos, distribuídas entre as ilhas.
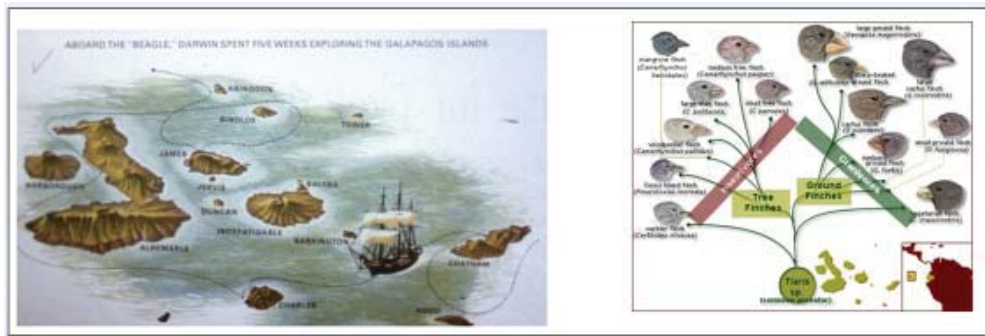
Figura 5.2 - Viagem de Darwin as Ilhas Galapagos e diversidade de passaros fringilideos que lhe deram a ideia de especiação.
(Fonte: https://campus.digication.com).

De acordo com a teoria Darwinista, há cerca de 3 bilhões de anos, chegou às ilhas um grupo de pássaros vindos da América Central ou do Sul, colonizando ao menos uma ilha e, depois, todas as demais. As condições ecológicas e as diferentes forças seletivas encontradas determinaram o estabelecimento nas ilhas e, com o tempo, a diferenciação entre os indivíduos. Em um contato secundário, por dispersão, as populações se intercruzaram e os descendentes eram inviáveis ou estéreis; a especiação em alopatria estava estabelecida (Stearns & Hoekstra, 2003).

Este é o modelo mais bem aceito.

Especiação simpátrica

Em um determinado ambiente com condições geográficas e ecológicas variadas, subpopulações podem estar em isolamento parcial, o que reduz o fluxo gênico entre elas. Essa situação gera uma importante questão: esse isolamento, sob seleção divergente, permite a especiação, se ainda existe uma zona de contato entre elas?

Este é o modelo de Especiação Simpátrica, onde populações próximas podem se diferenciar. Há controvérsias quanto à frequência e às condições sob as quais ela pode ocorrer, pois entre elas ainda existe fluxo gênico. No entanto, encontram-se na natureza exemplos plausíveis para sua aplicação, como é o caso dos insetos, onde o uso de recursos diferentes permite a separação das populações. Como exemplo pode-se citar as moscas *Rhagoletis polmonella*, que colocam seus ovos em amoreiras e suas larvas se alimentam de seus frutos; no entanto, já foram encontradas tais moscas parasitando maçãs. Hoje se encontra diferentes "raças" de moscas, que frequentam diferentes ambientes e cada uma delas diferindo geneticamente pela frequência de variantes enzimáticas.

Figura 5.3 - Fêmea da mosca Rhagoletis pomonella parasitando figos e maçãs.
(Fonte: http://www.invasive.org).

O que estabelece a diferenciação por simpatria entre as subpopulações é o comportamento de fêmeas e machos, onde elas colocam seus ovos somente no tipo de frutas da qual vieram e eles só se intercruzam nas frutas onde nasceram; elas também divergem nos períodos de reprodução, na dependência das arvores frutíferas onde se cruzam. Richard Dawkins escreveu um lindo capítulo ("Um jardim murado") sobre esse tipo de especiação em vespas, em seu livro *A Escalada do Monte Improvável*.

Outro exemplo de especiação simpática pode ser encontrado nos diferentes períodos de floração em plantas. Espécies diferentes de gramíneas podem crescer próximas a minas, onde o teor de metais pesados (chumbo, cobre, zinco etc.) no solo é alto. As tolerantes crescem próximas as minas e as normais em sua periferia, estabelecendo um gradiente de adaptação no local, pois elas florescem em períodos um pouco diferente e porque o tipo tolerante apresenta um grau maior de autofecundação (Stearns & Hoekstra, 2003).

Uma alteração no sistema genético, gerado por alterações cromossômicas pode também causar isolamento reprodutivo entre populações, como no caso da poliploidização, onde o numero cromossômico característico da espécie pode ser duplicado, por erros na divisão celular. Existem dois tipos de ploidia: Autopoliploidia e Alopoliploidia.

Na autopoliploidia, os cromossomos se duplicam, mas a célula não, gerando uma só célula com o dobro de cromossomos. Em divisões subsequentes normais, as células poliplóides continua o mesmo processo, gerando regiões de células somáticas ou, em células reprodutivas, o aparecimento de gametas com o dobro do numero normal.

Na Alopoliploidia, ocorre a hibridização entre espécies diferentes, com a duplicação do número cromossômico nos descendentes. Sendo de espécies diferentes, os cromossomos não pareiam normalmente na meiose. Na próxima divisão, com a duplicação dos cromossomos e posterior divisão, os homólogos se restabelecem e a meiose acontece normalmente.
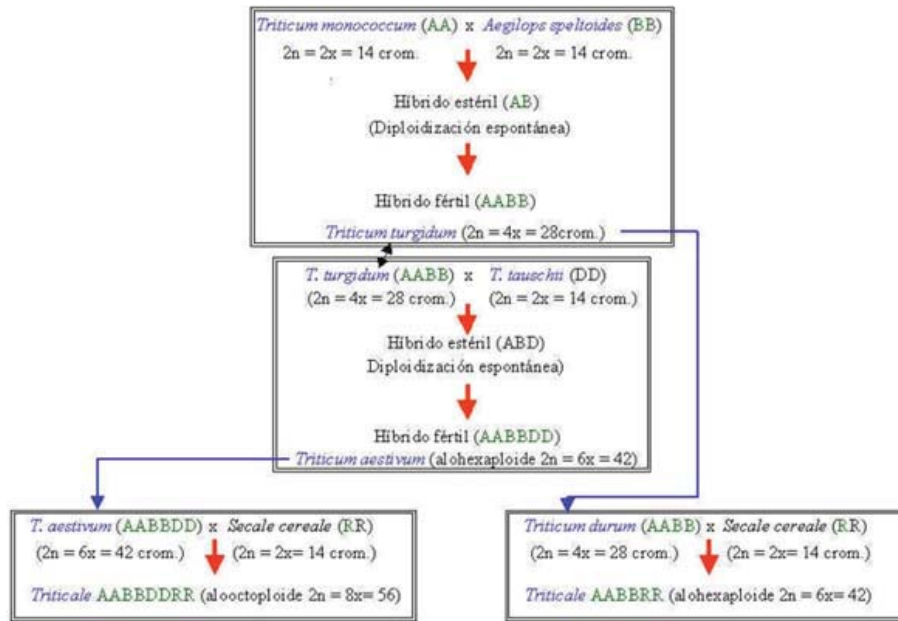
Figura 5.4 - Processo de Alopoliploidia entre duas espécies de trigo (A e B), formando uma espécie hexaplóide.
(Fonte: http://www.unavarra.es).

Os poliploides são isolados reprodutivamente dos tipos parentais. Podem ser viáveis em organismos que se reproduzem por autofecundação ou por reprodução assexuada.

A separação geográfica também estabelece outros padrões de diferenciação entre populações. Formas geograficamente diferenciada de uma espécie podem ser Parapátricas, encontrando se ao longo de uma margem estreita onde se intercruzam ou podem ser totalmente Alopátricas, separadas (Futuyma, 2009).
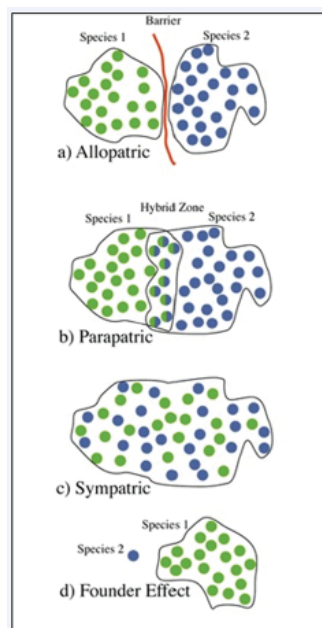
Figura 5.5 - Modelos de Especiação Geográfica: Parapátrica e Simpatrica.
(Fonte: http://bio.research.ucsc.edu).

Como é difícil afirmar que espécies Alopátricas se intercruzariam se tivessem a oportunidade, torna-se difícil denominá-las espécies ou não. Quando não é possível saber, essas populações são denominadas raças geográficas ou subespécies de uma única espécie. Essa categoria taxonômica significa uma população geográfica reconhecidamente diferente ou um conjunto de populações ao qual é dado um nome latino formal. Uma espécie dividida em subespécies (raças geográficas) é chamada Espécie Politípica, enquanto um grupo de espécies similares que possuem distribuições parapátricas, mas não se intercruzam onde se encontram, é chamado Superespécie.

MECANISMOS DE ISOLAMENTO

Mecanismos que impeçam o livre cruzamento entre espécies são chamados de mecanismos de isolamento. O termo e suas definições se devem a Theodosius Dobzhansky que os delineou em seu livro *Genética e a origem das espécies* (1937).

De acordo com ele, dois grupos de mecanismos podem gerar isolamento reprodutivo:

Mecanismos Pré-zigóticos:

- Isolamento temporal (sazonal): onde a floração ou amadurecimento sexual se dá em épocas diferentes.
- Isolamento de *habitat*: ocupação diferenciada do ambiente, como no caso dos insetos citados acima.
- Isolamento etológio: rituais de acasalamento são diferentes entre as espécies.
- Isolamento estrutural (mecânico): quando o aparelho reprodutivo de machos e fêmeas têm formas ou dimensões diferentes, impedindo a cópula ou transferência de pólen.
- Isolamento por polinizadores diferentes: espécies de plantas podem ser especializadas em atrair polinizadores diferentes.

Mecanismos pós-zigóticos:

- Inviabilidade zigótica: quando os gametas são diferentes em química e mesmo na forma celular, impedindo a fecundação.
- Inviabilidade do híbrido: pouca capacidade adaptativa (fraqueza)
- Esterilidade do híbrido: incapacidade reprodutiva
- Degradação de F2: 1ª geração de híbridos (F1) fértil e 2ª geração (F2) estéril ou inviável, por incompatibilidades e erros na divisão celular

Segundo Dobzhansky, se populações em alopatria divergiram por qualquer dos mecanismos de isolamento, seus descendentes híbridos terão valor adaptativo reduzido em relação aos indivíduos da população parental. Com isso, a produção de descendentes híbridos reduz o valor adaptativo dos pais e logo haverá uma forte seleção favorecendo a união de parceiros oriundos da mesma população. Esse tipo de seleção contra os híbridos é

chamado de reforço. Se ocorrer reforço, o processo de especiação termina com a formação do isolamento reprodutivo completo.

No entanto, se as populações ainda não divergiram completamente, deve haver entre elas zonas híbridas, que são regiões onde ainda há cruzamentos e a produção de descendentes híbridos é frequente.
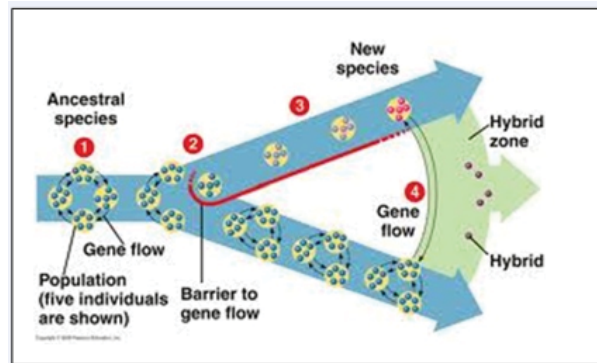
Figura 5.6 - Zonas de hibridação, que podem levar especies em processo de isolamento a formar hibridos.
(Fonte: http://mycozynook.com).

Esse processo pode ocorrer em duas situações distintas:
I. Depois do contato secundário entre espécies que divergiram em alopatria, a zona híbrida é formada onde essas espécies se encontram e se cruzam.
II. Durante a especiação parapátrica (um tipo de especiação simpátrica, quando uma população diverge em duas em função da variação de condições dentro do ambiente na qual a população vive) há possibilidade de formação de uma zona híbrida.

Estudos também mostram casos de especiação rápida, geralmente por alterações no padrão de corte, como observadas em *Drosophilas havaianas*, e aquelas de peixes na África, que implicam a seleção sexual como o principal mecanismo envolvido na diferenciação dessas populações naturais.

Por fim, devemos citar os critérios estabelecidos por Mayr (1988), para o reconhecimento de espécies: (a) princípio da diferença – baseado no reconhecimento de morfotipos;

Figura 5.7 - Morfotipos de Macrobrachium amazonicus, o camarão-da-amazônia.
(Fonte: http://grotadotaiassui.blogspot.com).

(b) reconhecimento de todas as populações isoladas geograficamente como espécies diferentes; e (c) reconhecimento de espécies por princípios cladísticos, que se baseia em Hennig (1950), a partir do qual uma espécie ancestral deixaria de existir no momento em que uma espécie nova se origina dela.

CONCLUSÃO

O conceito de espécie é fundamental para a compreensão das diferenças entre as populações naturais, pois a espécie é a unidade da evolução, onde atua o ambiente e sua adaptação a este. Ele pode ser tão diverso quanto diversas são as formas de vida. No entanto o conceito biológico tem aplicação mais ampla, e tem sido aplicado em populações naturais, onde a infertilidade separa-as por diferenças, principalmente a nível reprodutivo.

Ele sempre será controverso, pois envolve diferentes formas de vida, mas a realidade da espécie corrobora e pode conter as diferentes definições para explicar a sua origem.

A enorme diversidade de organismos e histórias evolutivas presentes e passadas é o resultado do processo evolutivo de cada população. Por isso, o conceito de espécie torna-se fundamental para a compreensão das semelhanças e diferenças entre os indivíduos de diferentes populações. Uma das consequências da diversidade é a falta de um só conceito que englobe todas as historias de vida dos organismos vivos. Neste capítulo veremos que os vários conceitos de espécie se aplicam em situações diferentes, considerando a diversidade de histórias evolutivas. Vários conceitos operam em situações distintas.

Não há um consenso quanto a uma definição universal e precisa do que seria uma espécie, mas o que é verdadeiro está nas palavras de Mayr (1988): "*.... O estudo das espécies é... uma das preocupações fundamentais da biologia*"

ATIVIDADES

1. Por que não há total aceitação no conceito biológico de espécie?
2. Como se define uma espécie?
3. Quais os principais processos que levam a especiação?
4. Quais os principais mecanismos que levam ao isolamento reprodutivo?
5. Como ocorre o reforço entre populações em especiação alopatrica?
6. Como erros na divisão celular podem gerar novas espécies?

COMENTÁRIO SOBRE AS ATIVIDADES

Dispostos ao final da aula e também no "desenvolvimento"

REFERÊNCIAS

Ridley, Mark. **Evolução**. 3ª edição, Porto Alegre: Artmed, 2006. Um livro excelente que deve ser usado como livro-texto para a disciplina.

Stearns, Stephen C; Hoekstra, Rolf F. **Evolução:** uma introdução. São Paulo: Atheneu Editora, 2003.

Futuyma, Douglas J. **Biologia Evolutiva.** 3ª Edição. Ribeirão Preto, FUNPEC, 2009.

Dobzhansky, Teodosius G. **A Genética do processo evolutivo**. Ed. Columbia University, 1971.

Leituras indicadas:

Mayr, Ernst. **Uma ampla discussão:** Charles Darwin e a Gênese do Moderno Pensamento evolucionário. Ribeirão Preto, FUNPEC, 2006.

Dawkins, Richard. **A escalada do monte improvável.** São Paulo: Companhia das Letras, 1998.

Meyer, Diogo; El-Hani, Charbel Nino. **Evolução -** o sentido da biologia. São Paulo: Ed. UNESP, 2005.

Sites:

http://www.cientic.com/portal/index.php?option=com_content&view=article&id=132&Itemid=101